

秃杉的胚胎发育及其与杉科各属的比较*

王伏雄 李宪章 陈祖铿

(中国科学院植物研究所)

摘 要

本文报道秃杉 (*Taiwania flousiana* Gaussen) 的雌雄配子体和胚胎发育的研究结果及其与杉科各属的比较。秃杉的大孢子经 10 次游离核同时分裂, 产生 1019—1021 个游离核。6 月初游离核开始向心地形成细胞壁。雄配子体具两个大小、形状相同的精子。受精作用在湖北发生于 6 月底至 7 月初 (1960)。受精卵经 3 次游离核分裂, 形成 8 核原胚, 排列成两群, 紧接着形成壁。上下 2 群细胞的数目分配为 5:3 或 4:4, 少数为 6:2。

从胚胎学的资料来看, 秃杉与台湾杉一样, 它们最接近杉木属和水松属, 与柳杉属、落羽松属和水杉属也有类似之处。它们的共同特征是: 精子形状、大小相同, 复合颈卵器顶生, 原胚具 8 个游离核, 兼具裂生多胚。而红杉属、巨杉属、密叶杉属和金松属的胚胎发育各有特点, 应分别属于杉科不同的类群。

台湾杉属 (*Taiwania* Hayata) 是北半球的杉科植物之一。本属共有两种: 一种是台湾杉 (*Taiwania cryptomerioides* Hayata) 产于我国台湾, 另一种是秃杉 (*Taiwania flousiana* Gaussen), 分布于我国湖北、云南、贵州及缅甸北部。关于台湾杉属的胚胎发育, 除了对台湾杉的早期胚胎发育有过简要报道外^[20], 别无资料。本文就秃杉的配子体和胚胎发育作一报道, 并与杉科各属的胚胎发育进行比较, 为讨论台湾杉属的系统位置提供资料。

秃杉的胚胎发育过程如表 1 所示。

表 1 秃杉配子体及胚胎发育过程

	日 期 (1960 年)	发 育 时 期
雄配子体	5月15日—5月21日 6月3日—6月27日 6月30日—7月3日	生殖细胞及管细胞形成 精原细胞及不育核形成; 精原细胞增大 精原细胞分裂, 产生 2 个精子
雌配子体	5月3日—6月3日 6月3日—6月9日 6月9日—6月21日	游离核时期 细胞壁形成 颈卵器发育
胚胎发育	6月21日—7月3日 7月3日—7月23日 7月23日—7月28日 7月28日—9月21日	受 精 原胚发育 裂生多胚形成时期 胚器官分化基本完成

* 研究材料于 1960 年 4 月 28 日至 9 月 21 日, 由杨联芳同志采自湖北省利川县毛坝。

(一) 配子体的发育

秃杉的花粉管在五月中旬已进入珠心组织约六分之一处。这时,精子器原始细胞已分裂,形成生殖细胞和管细胞,前者被一团染色较深的胞质包围,生殖细胞与管核的形状大小相似。五月下旬至六月初,生殖细胞分裂,产生精原细胞和不育核(图版 1:2)。此后,花粉管迅速生长,最终与颈卵器顶部相接触,精原细胞也不断增大(图版 1:1—2)。六月初,精原细胞直径约为 20 微米,7 月初,直径增加到 70 微米左右。当雌配子体还处在游离核时期,或雌配子体壁刚形成时,花粉管已长到雌配子体的顶部,并挤压着大孢子壁,花粉管可能从雌配子体的侧面一直往下生长。六月底至 7 月初,精原细胞开始分裂,形成两个形状大小相等的精子。

雌配子体的观察开始于 5 月中旬,此时已处于游离核时期。图版 1:4 表示雌配子体已进行第八次分裂,产生 256 个游离核。此时根据实际计算多数形成 202—244 个游离核。六月初,雌配子体进行第十次分裂,即最后一次游离核分裂,产生 1024 (实际计算为 1019—1021) 个游离核。这些核均匀地分布于大孢子壁内侧周边的薄层原生质中。雌配子体中央为一个大液泡。

大孢子壁和珠心之间有 1—2 层明显的海绵组织包围着雌配子体,它们具有较浓的原生质和稍大的核,与毗邻的珠心组织细胞显著不同。靠合点端的海绵组织细胞略多,有 5—6 层细胞。随着雌配子体的进一步发育,海绵组织逐渐被消耗。

雌配子体最后一次游离核分裂后,开始向心地形成细胞壁(图版 1:5)。而后进行蜂窝状生长,逐渐往雌配子体的中心扩张,直至最后填满中央腔。有的雌配子体在合点端的细胞壁形成比较快。有时合点端的雌配子体细胞已有 6—7 层,而其它地方只有 2 层细胞。同时,雌配子体发育亦有明显的极性现象存在。在有的雌配子体中,珠孔端的游离核已形成壁,而中部和合点端仍处于游离核阶段,游离核正在进行有丝分裂。

大孢子壁特别明显(图 1:1)。在六月初,当雌配子体壁刚形成时,大孢子壁的厚度为 4.2—5.2 微米。

有些胚珠没有发现雌配子体存在,这说明大孢子发育不正常,或者大孢子已全部败育。

六月上旬,颈卵器原始细胞分裂,形成初生颈细胞和中央细胞。颈卵器数目一般为 6—9 个,聚集成复合颈卵器,着生于雌配子体的顶端。套细胞没有明显分化。初生颈细胞经过分裂,形成颈细胞,中央细胞变成卵。没有腹沟细胞或腹沟核。受精前的颈卵器,卵核明显,染色较浓,并有许多小液泡。卵核的位置在颈卵器的中部。在一部分材料中,观察到颈卵器的异常现象。它们聚集成群或散生于雌配子体的各部分(图版 1:3, 图 1:2)。合点端的颈卵器一般不能受精而最终败育。有些雌配子体细胞全部变成颈卵器原始细胞,这种现象在裸子植物中是比较少见的(图版 1:3)。

(二) 胚的发育

合子第一次分裂在颈卵器中部进行。而后继续进行分裂,同时向颈卵器下部移动,图 1:3 示原胚 4 核正在进行有丝分裂。受精卵进行三次游离核分裂,形成 8 个游离核,排列成

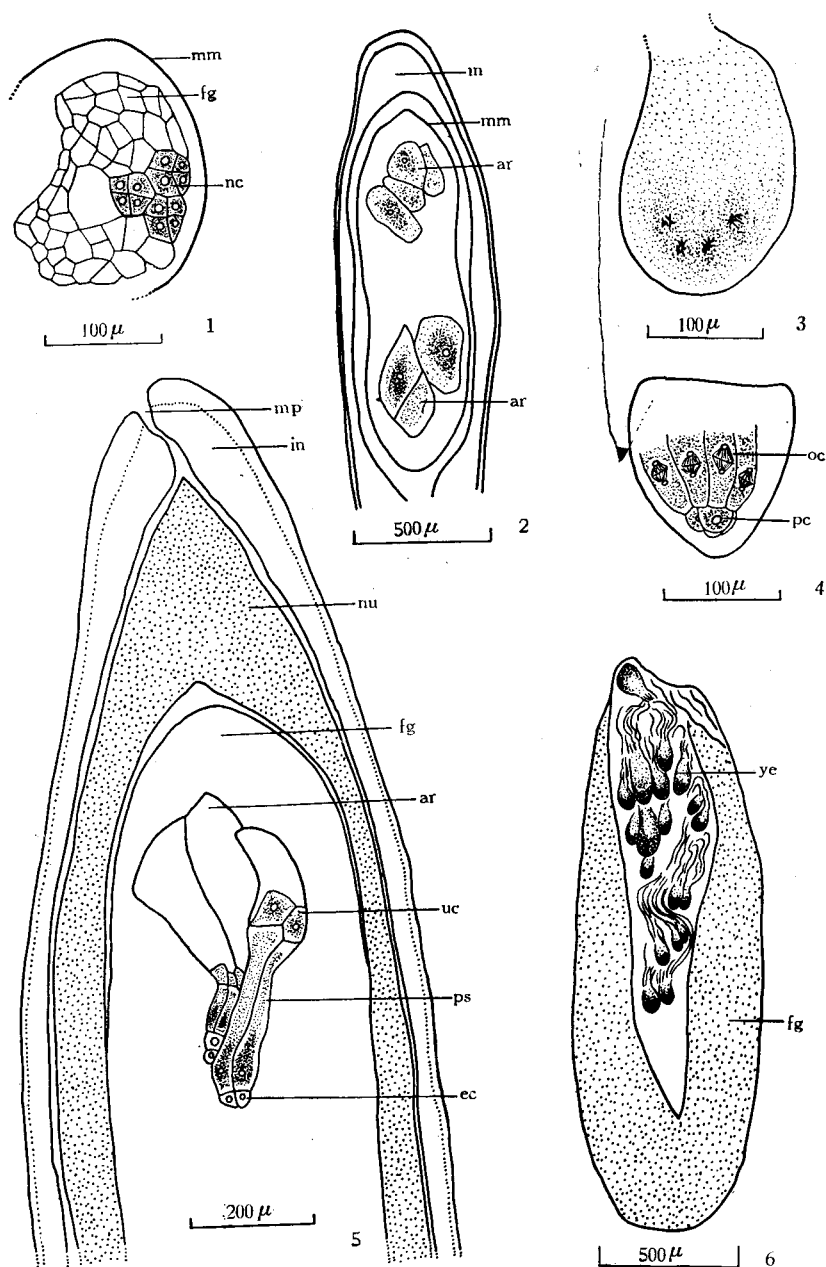


图1 1—2. 颈卵器及其通过颈细胞的横切面。3. 正在分裂的4核原胚。4. 原胚开放层细胞正在分裂。5. 上层细胞和原胚柄的形成。6. 多胚现象。

Fig 1 1—2. Showing archegonia and their transection across the neck cells. 3. Showing 4 free nuclear proembryo in dividing. 4. Showing mitosis in open tier of proembryo. 5. The formation of the cells in upper tier and prosuspensors. 6. Showing polyembryogeny.

ar: 颈卵器 archegonium
ec: 胚细胞 embryonal cells
fg: 雌配子体 female gametophyte
in: 珠被 integument
mm: 大孢子壁 macrospore membrane
mp: 珠孔 micropyle
nc: 颈细胞 neck cell

nu: 珠心 nucellus
pc: 初生胚细胞 primary embryo cells
ps: 原胚柄 prosuspensor
oc: 开放层细胞 open tier's cells
uc: 上层细胞 upper tier's cells
ye: 幼胚 young embryos
图1:2中的m应为nu

为两群,并形成胞壁。上面一群是开放层细胞(O),下面一群是初生胚细胞(PE)(图1:4)。这两群细胞数目一般为: $O:PE = 5:3$ 或 $4:4$,少数为 $6:2$ 。开放层细胞进行分裂,产生4—6个上层细胞和4—6个原胚柄细胞。有时开放层的5个细胞同时进行有丝分裂,纺锤丝与胚轴方向平行,而下层的3个初生胚细胞尚未进行分裂。当原胚柄延长时,初生胚细胞也开始分裂,产生4—8个胚细胞。上层细胞比较大,细胞各面都具壁。秃杉原胚由三层细胞组成:上层细胞(U)、原胚柄细胞(PS)和胚细胞(E)。图版1:6及图1:5表示一个 $U:PS:E = 4:4:4$ 的原胚,原胚柄正在伸长,并已穿出颈卵器,向雌配子体中央生长。每个胚细胞进一步分裂,形成多细胞团。由于原胚柄的发育速度不同,使这些胚彼此分离独立发展,形成裂生多胚。幼胚不形成初生胚柄。

秃杉在7月底已开始形成圆柱形的多细胞胚。胚的远珠孔端(与胚柄相反的一端)细胞进行活跃的有丝分裂,细胞数目不断增加,体积不断增大。而后,在胚的远珠孔部分的细胞开始出现弧形排列。弧中心附近的细胞分裂旺盛,使弧的顶部不断往胚柄端推进,并在弧顶形成一群根原始细胞。这群细胞向四周提供新的组织。八月初,幼胚各器官在分化中。图版1:7—8表示根冠已分化成为两部分,柱状组织细胞排列整齐,环柱组织细胞呈斜向排列,与胚皮层连接,没有明显分界。在胚端的肩部已出现子叶的原基;苗端突出。

成熟胚的根冠胚柄部分较不发达,根冠中央由4—5层柱状组织细胞和周围许多层斜向排列的环柱组织细胞组成。根冠胚柄部约占胚全长的 $1/5$ 弱。胚的原形成层由10—14层细胞组成,细胞为短柱形,原生质浓,与胚皮层细胞界线明显。原形成层一直达到子叶顶部的表皮下。子叶中原形成层由6—7层细胞组成。下胚轴中的胚皮层由5—7层细胞组成。成熟胚的下胚轴比较发达,约占胚全长的二分之一。下胚轴中无髓。胚的表皮细胞是单层的长方形细胞;从横切面看,单层细胞与胚皮层细胞界限明显(图版1:9)。表皮细胞只延伸到下胚轴与根冠的交界处。成熟胚具两枚子叶。

在下胚轴的表皮下或胚皮层中,有时在一个切面上出现1—2个狭长的分泌细胞,这种细胞长可达650微米,核狭长,长约50微米。

正如其它松柏类植物一样,秃杉有一个以上的颈卵器可以同时受精,因此,简单多胚是比较普遍的现象。由于一个受精卵又可以裂生成许多幼胚,因此,在一个胚珠中,幼胚总数可达25个以上(图1:6),但是,最后往往只有一个胚成熟。

讨 论

根据秃杉胚胎发育的实际观察,并在已有文献的基础上^[1,14,15,16,17],现把杉科各属的胚胎发育特征,综合在表2中作一比较。

从表2可以看出,秃杉的雄配子体发育类似杉科其它各属(金松属除外)^[18]。秃杉的雌配子体发育,与落羽松属和柳杉属等杉科植物相类似。大孢子经过10次分裂,产生约1019—1021个游离核,比水杉属、水松属和巨杉属少得多。

秃杉雌配子体胞壁的形成方式,基本上与杉科各属一致,即向心地形成胞壁。但也有不同之处,有些雌配子体胞壁的形成表现出明显的极性现象;或者雌配子体合点端的细胞形成比珠孔端较快;或者相反。

表 2 杉科各属胚胎发育的比较

胚胎特征 属 名		原 胚 及 早 期 胚					颈 卵 器			雌配子体	精 子	
		原胚游 离核 数目	开放层细 胞与初生 胚细胞的 比率	裂生 多胚	原胚 柄	初生 胚柄	子叶 数目	位置	复合 或 单生	数目	游离核 数 目	大小及 形 状
台湾杉属 (<i>Taiwania</i>)		8	5:3 4:4 6:2	+	+	—	2	顶生	复合	4—9	1019—1021	同
杉木属 (<i>Cunninghamia</i>)		8	5:3 6:2	+	+	—	2	顶生	复合	13—15		同
水松属 (<i>Glyptostrobus</i>)		8	6:2 4:4	+	+	—	4	顶生	复合	6—17	1600—2000	同
柳杉属 (<i>Cryptomeria</i>)		8		+	+	—	3	顶生	复合	15—37		同
落羽松属 (<i>Taxodium</i>)		8	6:2 5:3	+	+	—	4	顶生	复合	12—20		同
水杉属 (<i>Metasequoia</i>)		8	4:4 6:2 5:3	+	+	+	2	顶生	复合	8—11	1764—1872	同
巨杉属 (<i>Sequoiadendron</i>)		8	6:2 5:3	+	+	+	4	侧生	复合	大量	6000	同
红杉属 (<i>Sequoia</i>)		2		+	—	+	2	侧生	复合	大量		同
密叶杉属 (<i>Athrotaxis</i>)		4		—	+	—	2	侧生	复合	2—25		同
金松属 (<i>Sciadopitys</i>)		32		+	+	+	2	顶生	单生	4—6		异

秃杉的复合颈卵器着生于雌配子体的顶端,与落羽松属、柳杉属、水松属、杉木属和水杉属基本一致,而不同于密叶杉属、红杉属和巨杉属,后三个属的颈卵器为侧生的。秃杉的颈卵器数目为6—9个,和台湾杉(4—9个)基本一致,比落羽松属、柳杉属、杉木属、水松属、巨杉属、红杉属和水杉属都要少(见表2)。秃杉的颈卵器发育有许多异常情况,有时复合颈卵器分布在雌配子体的中部或下部合点端,在台湾杉^[20]和柳杉属,偶尔也出现这种情况。水杉属^[3]也有侧生颈卵器或单个长在合点端。但秃杉颈卵器的这种异常现象较为普遍。有的胚珠的雌配子体,甚至全部细胞变成颈卵器原始细胞,这些细胞以后大部分败育。秃杉颈卵器变异性这么大,在杉科中是比较特殊的。

秃杉的原胚发育与台湾杉、杉木属^[9]、水松属^[24]、柳杉属^[6]、落羽松属^[22]、水杉属^[3]和巨杉属^[7]相似^[11,12,13]。它们的共同特点是:原胚进行三次游离核分裂,产生8个游离核,然后形成胞壁。开放层细胞与初生胚细胞的比率(O:PE)为5:3或4:4,少数为6:2。但不同于红杉属^[8]和密叶杉属^[4],前者原胚游离核第一次分裂后即形成胞壁,后者原胚在4核阶段就形成胞壁。而金松属的原胚经过五次分裂,形成32个游离核后才形成胞壁^[21]。

在秃杉、台湾杉和巨杉属中,原胚上层细胞各面具壁,而杉科其他属的上层细胞则为开放式^[13]。

台湾杉属只形成原胚柄,不形成初生胚柄,与杉木属^[9]、水松属^[24]、柳杉属^[6]和落羽松

属^[22]基本一致。红杉属的情况恰相反^[8]，只具初生胚柄，不具原胚柄。而水杉属^[3]、巨杉属^[7]和金松属^[5]同时具有原胚柄及初生胚柄。杉原美德认为杉木属兼具原胚柄及初生胚柄^[19]，此点尚有待进一步证实。

在杉科植物中，除了密叶杉属外^[4]，其他各属都具裂生多胚^[3,11,24]。

秃杉后期胚胎发育与水松属^[2]、水杉属^[3]基本一致，它们有许多共同的特点：下胚轴比较发达，无髓，具分泌细胞，根冠胚柄部分较不发达。它与松科植物，如落叶松属和松属的成熟胚不同，松科胚具髓，根冠胚柄部比较发达；而油杉属的成熟胚，下胚轴特别短^[23]。因此，秃杉的后期胚类似杉科各属，而不同于松科植物。

秃杉的大孢子壁比较厚，约4—5微米，在杉科中是突出的。巨杉属^[7]的大孢子壁厚为2—3.5微米，水杉属^[3]为1.6微米，而红杉属^[8]仅为0.5微米。

秃杉的子叶数目和台湾杉属、杉木属、金松属、红杉属及水杉属一样，具2片子叶；而柳杉属为3片子叶，巨杉属子叶的平均数为3.7，水松属为3—5片，落羽松属的平均数为5.4片^[10]。

从表2可以看出：台湾杉属的胚胎发育与杉木属、水松属最接近，与柳杉属、落羽松属和水杉属也有许多共同之处。而巨杉属、红杉属和密叶杉属，虽然复合颈卵器都是侧生的，但它们各有自己的特点：密叶杉属是南半球的属（其它各属都分布在北半球），不具裂生多胚，原胚在4核时期形成壁；红杉属受精卵分裂后马上形成壁；巨杉属的雌配子体游离核特别多。金松属胚胎发育与杉科其它各属不同：精子大小、形状不等，颈卵器单生，原胚具32个游离核。从胚胎发育的资料看，后面4个属应分别属于杉科不同的类群。

参 考 文 献

- [1] 王伏雄, 1952: 水松的配子体。植物学报 **1**: 8—17。
- [2] 王伏雄, 1953: 水松后期胚胎的发育。植物学报 **2**: 470—475。
- [3] 王伏雄、钱南芬, 1964: 水杉的胚胎发育。植物学报 **12**: 241—262。
- [4] Brennan, M. and Doyle, J., 1956: The gametophyte and embryogeny in *Athrotaxis*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S.* **27**: 193—252.
- [5] Buchholz, J. T., 1931: The suspensor of *Sciadopitys*. *Bot. Gaz.* **92**: 243—262.
- [6] Buchholz, J. T., 1932: The suspensor of *Cryptomeria japonica*. *Bot. Gaz.* **93**: 221—226.
- [7] Buchholz, J. T., 1939a: The morphology and embryogeny of *Sequoia gigantea*. *Amer. Jour. Bot.* **26**: 93—101.
- [8] Buchholz, J. T., 1939b: The embryogeny of *Sequoia sempervirens* with a comparison of the *Sequoias*. *Amer. Jour. Bot.* **26**: 248—257.
- [9] Buchholz, J. T., 1940: The embryogeny of *Cunninghamia*. *Amer. Jour. Bot.* **27**: 877—883.
- [10] Butts, D. and Buchholz, J. T., 1940: Cotyledon numbers in conifers. *Ill. State Acad. Sci. Trans.* **33**: 58—62.
- [11] Chowdhury, C. R., 1962: The embryogeny of conifer: A review. *Phytomorphology* **12**: 313—338.
- [12] Dogra, P. D., 1966: Embryogeny of the *Taxodiaceae*. *Phytomorphology* **16**: 125—141.
- [13] Doyle, J., 1963: Proembryogeny in *Pinus* in relation to that in other conifers—A survey. *Proc. Roy. Ir. Acad.* **62B(13)**: 181—216.
- [14] Doyle, J. and Brennan, M., 1971: Cleavage polyembryony in conifers and taxads a survey. I. podocarps, taxads and taxodioids. *Sci. Proc. R. Dublin Soc. Ser. A.* **4(6)**: 57—88.
- [15] Eckenwalder, J. E., 1976: Re-evaluation of *Cupressaceae* and *Taxodiaceae*: A proposed merger. *Madroño* **23(5)**: 237—300.
- [16] Elliott, C. G., 1951: Some notes on *Athrotaxis*. *Proc. Linn. Soc., N. S. W.* **76**: 36—40.

- [17] Saxton, W. T. and Doyle, J., 1929: The ovule and gametophyte of *Athrotaxis selaginoides* Don. *Ann. Bot. Lond.* **43**: 833—840.
- [18] Sterling, C., 1963: Structure of the male gametophyte in gymnosperms. *Biol. Rev.* **38**: 167—203.
- [19] Sugihara, Y. (杉原美徳), 1941a: The embryogeny of *Cunninghamia lanceolata* Hooker. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4th Ser. Biol.* **16**: 187—192.
- [20] Sugihara, Y., 1941b: Embryological observations on *Taiwania cryptomerioides* Hayata. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4th Ser. Biol.* **16**: 291—295.
- [21] Tahara, M., 1940: The gametophytes, fertilization and proembryo of *Sciadopitys verticillata*. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4th Ser. Biol.* **15**: 19—28.
- [22] Vasil, V. and Sahni, R. K., 1964: Morphology and embryogeny of *Taxodium mucronatum* Temore. *Phytomorphology* **14**: 369—384.
- [23] Wang, F. H. (王伏雄), 1947: Late embryogeny of *Keteleeria*. *Bot. Bull. Acad. Sinica* **1**: 133—140.
- [24] Wang, F. H., 1948: The early embryogeny of *Glyptostrobus*. *Bot. Bull. Acad. Sinica* **2**: 1—12.

THE EMBRYOGENY OF TAIWANIA IN COMPARISON WITH THAT OF OTHER GENERA OF TAXODIACEAE

WANG FU-HSIUNG, LEE SHEN-CHANG AND CHEN ZU-KENG

(Institute of Botany, Academia Sinica)

The present paper deals with the gametophyte development and the embryogeny of *Taiwania flousiana* Gaussen in comparison with that of other genera of Taxodiaceae.

The material for the embryological investigation was collected from Hupeh province, China and the collections were made from April 28 to September 21, 1960.

The female gametophyte undergoes 10 free nucleate mitoses to give rise 1019 to 1021 free nuclei (1024, theoretically). These nuclei are evenly distributed in the peripheral thin protoplasm of the young female gametophyte. In the first week of June, the female gametophyte was beginning centripetally to form the walls. In some cases, the walls have been formed at the micropylar end, while at the chalazal end the female gametophyte was still in the free nucleate stage.

6—9 archegonia are usually grouped into an archegonial complex which is terminal in position. The archegonial jacket cells are not distinctly differentiated. The ventral canal cell or nucleus is not formed. In some cases, the archegonial complexes are present both in the central and the lower parts of the female gametophyte. In several cases, almost all the cells of the female gametophyte may become the archegonial initials. This is a very peculiar case in conifers.

The megaspore wall is of 4—5 microns in thickness and it is the thickest in Taxodiaceae so far as recorded.

The spermatogenous cell divides to give rise to two identical male gametes. Fertilization took place in the last week of June to the first week of July during 1960.

The zygote undergoes 3 free nucleate mitoses to form 8 free nuclei in two groups and then the formation of the wall follows. The young proembryo consists of two tiers: an open tier (O) and a lower tier of primary embryonal cells (PE). The ratio

of 0: PE is 5:3 or 4:4, rarely 6:2. The open tier divides simultaneously to give rise to an upper tier and a prosuspensor tier. The cells of the upper tier are closed above. After the prosuspensors elongate somewhat the primary embryonal cells begin to divide to form 4—8 embryonal cells. The mature proembryo, therefore, consists of three tiers: an upper tier, a prosuspensor tier and an embryonal cells tier. Then these units of the embryonal cells divide in further development and separate from each other due to the different rate of the prosuspensor growth. Thus, the cleavage polyembryony is a constant feature. The primary suspensors are not formed.

Just like the case in other conifers, in *Taiwania flousiana* more than one archegonium may be fertilized at the same time, thus the simple polyembryony prevails. There are usually over 25 embryos formed in a single ovule; embryos are, therefore, rather many in the early embryogeny. However, only one of them is found in the mature seed as all other embryos become collapsed during the course of embryogeny.

By the end of September the embryos approach maturity. The mature embryo has two cotyledons. The hypocotyl is well developed and consists of 10—14 layers of narrow procambial cells and 6—7 layers of the embryonic cortex. The pith is absent. The root cap-suspensor region is weakly developed.

There are long and narrow secretory cells which occur under the epidermis and in the embryonic cortex. The individual secretory cell may attain a length of 650 microns and its nucleus is of about 50 microns in length.

Based upon the embryological data from our own studies as well as from the references as available to us, the following features may be summarized:

The development of the male gametophyte of *Taiwania* is similar to that of other genera of Taxodiaceae except *Sciadopitys*. Two sperms of *Sciadopitys* are unequal in shape and size, whereas two identical sperms are formed in all other genera.

The female gametophyte of *Taiwania flousiana* undergoes 10 free nucleate mitoses yielding 1019 to 1021 free nuclei before the wall formation, while the female gametophyte of *Glyptostrobus* and that of *Metasequoia* undergo 11 free nucleate mitoses to give rise to 1600—2000 and 1764—1872 free nuclei respectively when wall is formed. With regard to *Sequoiadendron* the female gametophyte undergoes 12—13 free nucleate mitoses to form 6000 free nuclei before wall formation.

The archegonia are lateral in *Sequoia*, *Sequoiadendron* and *Athrotaxis*, while they are terminal in *Taiwania*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Taxodium* and *Sciadopitys*. In *Sciadopitys* the archegonia are separated by cells while they are grouped into an archegonial complex in other genera. The archegonial number of Taxodiaceae is from 4 to a large number. In *Taiwania*, they are 4—9, in *Cunninghamia*, 13—15 (11—18), in *Glyptostrobus*, 6—17, in *Cryptomeria*, 15—37, in *Taxodium*, 12—20, in *Metasequoia*, 8—11, in *Athrotaxis*, about 25, in *Sciadopitys*, 4—6, in *Sequoia* and *Sequoiadendron*, a large number.

The ventral canal nucleus is absent in *Taiwania*, *Cunninghamia* as well as in *Glyptostrobus*. The jacket cells are not distinctly differentiated in *Taiwania* and *Cunninghamia*.

8 free nuclei are formed in proembryo of *Taiwania*, *Cunninghamia*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Taxodium*, *Metasequoia* and *Sequoiadendron*, while in *Sequoia* wall formation follows immediately after the division of the fertilized egg and 4 free

nuclei are formed in *Athrotaxis* and 32 free nuclei, in *Sciadopitys*.

The prosuspensors are formed and the primary suspensors are absent in *Taiwania*, *Cunninghamia*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Taxodium* as well as in *Athrotaxis*. On the contrary, only the primary suspensors are formed in *Sequoia*, while both the prosuspensors and the primary suspensors are shared in *Metasequoia*, *Sequoiadendron* as well as in *Sciadopitys*.

Cleavage polyembryony is absent in *Athrotaxis*, while it is a constant feature in *Taiwania* and in all other genera of *Taxodiaceae*.

The structure of the mature embryo of *Taiwania flousiana* is similar to that of *Glyptostrobus* or *Metasequoia* in the well developed hypocotyl, in the weak development of the root cap-suspensor region and in the lack of a pith.

From the above comparative studies it may be concluded that *Taiwania flousiana* agrees with *T. cryptomerioides* in early embryogeny and that the embryogeny of *Taiwania* is fundamentally similar to that of *Cunninghamia* or *Glyptostrobus* and it also resembles, in general, that of *Cryptomeria*, *Taxodium* or *Metasequoia* to some extent, whereas the embryogeny of *Sequoiadendron*, *Sequoia*, *Athrotaxis* or *Sciadopitys* possesses their own distinct peculiarities.

Explanation of plate 1

1—2, Showing pollen tubes and spermatogenous cells. $\times 125-200$. 3, Showing numerous archegonia in the female gametophyte. $\times 100$. 4, Showing free nuclei of female gametophyte. $\times 88$. 5, Showing wall formation of female gametophyte. $\times 125$. 6, Showing young embryo of U: S: E = 4: 4: 4. $\times 100$. 7—9, Showing differentiated embryos and its transection. $\times 100-125$.